植 物 分 类 与 资 源 学 报　2013，35（3）：241～252
Plant Diversity and Resources　DOI：10.7677/ynzwyj201313082

国产乌头属（毛茛科）的种子形态及其系统学意义*

孔航辉[1]，高　乞[2]，罗　艳[3]，杨亲二[1**]
（1 中国科学院华南植物园，中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室，广东 广州　510650；
2 广西壮族自治区 中国科学院 广西植物研究所，广西 桂林　541006；
3 中国科学院西双版纳热带植物园，云南 勐腊　666303）

摘要：对中国毛茛科乌头属植物 57 种、5 变种的种子形态进行了扫描电镜观察，结果发现：（1）种皮微形态特征在属内颇为稳定，种子表皮细胞多为长方形（仅露蕊乌头的种子表皮细胞为圆形或椭圆形），具有疏密不一的瘤状纹饰；（2）种子形态在亚属水平上有较大区别，特别是其中的单型亚属——露蕊乌头亚属的种子表面具有较为复杂的网状凹陷，与牛扁亚属和乌头亚属的种子（表面相当平滑）明显不同；（3）种子形态在牛扁亚属和乌头亚属中都有明显的分化，所观察的牛扁亚属的种子可分为两个类型，乌头亚属的种子可分为 4 个类型。根据上述结果，讨论了乌头属种子形态的分类和系统学价值。

关键词：乌头属；种子形态；种皮微形态；系统学意义；分类学
中图分类号：Q 944　**文献标识码**：A　**文章编号**：2095-0845(2013)03-241-12

Seed Morphology in Some Chinese Species of *Aconitum* (Ranunculaceae) and Its Systematic Implications

KONG Hang-Hui[1], GAO Qi[2], LUO Yan[3], YANG Qin-Er[1**]
(1 *Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization*, *South China Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China; 2 *Guangxi Institute of Botany*, *Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences*, Guilin 541006, China; 3 *Xishuangbanna Tropical Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Mengla 666303, China)

Abstract: Seed morphology in 57 species and 5 varieties representative of the main Chinese groups of *Aconitum* (Ranunculaceae) was investigated under scanning electron microscope (SEM) in an attempt to evaluate its taxonomic significance. The results are: (1) Great constancy of seed coat microcharacteristics was observed within the genus. All the taxa studied exhibit a warty ornamentation of the integument epidermal cells. (2) Marked differences of seed gross-morphology were observed among the three subgenera (*Lycoctonum*, *Aconitum*, and *Gymnaconitum*) of the genus. In particular, seeds of subgen. *Gymnaconitum* are distinctly different by having round- or elliptic-shaped integument epidermal cells from those of subgenera *Aconitum* and *Lycoctonum* which have rectangular-shaped epidermal cells. (3) Seeds of the species studied within subgen. *Lycoctonum* fall into two types. Seeds in *A. novoluridum* (the only species in sect. *Alatospermum*) are longitudinally very narrowly winged along three ridges and hardly squamate, and may represent the most primitive seed type of the genus *Aconitum*. Seeds in sect. *Lycoctonum* are commonly 1-ridged, and more or less transversely squamate. Seeds within subgen. *Aconitum* are divisible into four types. Those in *A. tanguticum* (ser. *Tangutica*), which are provided with three equally developed longitudinal wings along the edges and with smooth faces, may be regarded as the simplest type within the subgenus. Another seed type with three edges and smooth faces but with some tubercles arranged transversely on the surface of epidermal cells, is

* 基金项目：科技部科技基础性工作专项重点项目（2007FY110100）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：qeyang@ scib. ac. cn
收稿日期：2013-04-08，2013-04-16 接受发表
作者简介：孔航辉（1977-）男，助理研究员，主要从事植物系统与进化研究。E-mail：konghh@ scib. ac. cn

apparent in species of ser. *Brachypoda*. *Aconitum hicksii* (ser. *Bullatifolia*) and *A. brunneum* (ser. *Brunnea*) also have this seed type. In the third and fourth types, the complete disappearance of the two longitudinal wings is coupled with considerable development of transverse membranous wings, but the third type (only found in *A. pulchellum* of ser. *Rotundifolia*) has much narrower wings than the fourth type (occurring in *A. nagarum* of ser. *Bullatifolia*, and in all species studied of ser. *Stylosa*, ser. *Racemulosa*, ser. *Volubilia*, ser. *Inflata*, ser. *Ambigua*, and ser. *Grandituberosa*). These results confirm the important potential value of seed morphology for the infrageneric division of *Aconitum*, and further studies should be carried out.

Key words: *Aconitum*; Seed morphology; Seed coat micromorphology; Systematic implication; Taxonomy

乌头属（*Aconitum* L.）是毛茛科（Ranunculaceae）一个大属，全世界约有300或400余种，一般分为3个亚属，即具多年生根状茎的牛扁亚属［subgen. *Lycoctonum*（DC.）Peterm.］、具二年生块根的乌头亚属（subgen. *Aconitum*）和具一年生直根的露蕊乌头亚属［subgen. *Gymnaconitum*（Stapf）Rapaics］，主要分布于北半球温带地区（王文采，1979；Tamura，1995；Li 和 Kadota，2001）。中国记载211种（其中166种为特有种），大多数分布于西南横断山区（四川西部、云南北部和西藏东部），东北诸省也有不少种类（Li 和 Kadota，2001）。杨亲二（1999）对云南乌头属植物进行了分类修订，罗艳和杨亲二（2005）对四川乌头属植物进行了分类修订，均归并了很多种类，结果表明我国乌头属植物应远少于 Li 和 Kadota（2001）所给出的211种。

种子外部形态性状相对稳定，具有重要的分类学意义（Davis 和 Heywood，1963）。Seitz（1969）、王文采（1979）和 Tamura（1995）等均认识到种子形态特征对于乌头属属下划分的重要价值。Cappelletti 和 Poldini（1984）对欧洲乌头属植物的种子进行了扫描电镜观察，讨论了种子形态性状演化（如横膜翅的产生）及其生态适应意义。Molero 和 Puig（1990）对伊比利亚半岛乌头属植物的种子形态进行了扫描电镜观察，认为种皮微形态特征（seed coat microcharacteristics）具有分类学价值。

中国是乌头属植物种类最多的国家，但对该属植物种子形态的研究尚未见报道。本文对中国乌头属植物57种、5变种的种子形态进行了扫描电镜观察，并探讨了种子形态性状的系统学意义。

1 材料和方法

1.1 材料

材料来源见表1。主要利用从野外收集的种子，少数取自腊叶标本。牛扁亚属按 Tamura（1995）系统排列，种类的鉴定根据高乞（2009）的研究；乌头亚属按王文采（1979）系统排列，种类的鉴定根据王文采（1979）、杨亲二（1999）以及罗艳和杨亲二（2005）的研究。凭证标本分别保存于中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）和中国科学院植物研究所标本馆（PE）。

1.2 方法

在解剖镜下选取发育良好的种子，直接用双面胶粘在样品台上，喷金，在 Hitachi S-4800 扫描电镜下观察。

2 结果

2.1 乌头属植物种子的一般形态特征

乌头属植物种子通常为四面体形，可以分出基面和另外3面（图1~7）。在基面的中央可以看到种脐。在扫描电镜下，种子表皮细胞多为长方形［露蕊乌头（*Aconitum gymnandrum* Maxim.）除外；该种表皮细胞多为圆形或椭圆形］，具有疏密不一的瘤状纹饰（图8，仅显示部分结果）。

2.2 国产乌头属植物种子的形态类型

2.2.1 牛扁亚属

所观察的种子大致可分为两个类型：

第1类：种子有3条纵棱，沿棱有狭翅，无横向鳞状翅。仅发现展喙乌头（*Aconitum novoluridum* Munz）的种子（图1：1）属于这一类型。

第2类：种子具1条纵棱，沿棱没有明显的翅，但在与棱相对的一面具有较窄但明显的横向鳞状翅。种子属于这一类型的种类包括：短距乌头［*Aconitum brevicalcaratum* Finet & Gagnep. var. *brevicalcaratum*］（图1：2）、无距乌头（*A. brevicalcaratum* var. *parviflorum* Chen & Liu）（图1：3，4）、粗花乌头（*A. crassiflorum* Hand.-Mazz.）（图1：5）、邛崃山乌头（*A. rilongense*

Kadota）（图 1：6）、花葶乌头（*A. scaposum* Franch.）（图 1：7）、两色乌头（*A. alboviolaceum* Kom.）（图 1：8）、高帽乌头（*A. longecassidatum* Nakai）（图 1：9）、赣皖乌头（*A. finetianum* Hand.-Mazz.）（图 1：10）、山地乌头（*A. monticola* Steinb.）（图 2：1，2）、神农架乌头（*A. shennongjiaense* Q. Gao & Q. E. Yang）（图 2：3）、高乌头（*A. sinomontanum* Nakai）（图 2：4）、狭盔高乌头［*A. angustius*（W. T. Wang）W. T. Wang］（图 2：5）、草地乌头［*A. umbrosum*（Korsh.）Kom.］（图 2：6）、细叶黄乌头（*A. barbatum* Pers. var. *barbatum*）（图 2：7，8）、牛扁（*A. barbatum* var. *puberulum* Ledeb.）（图 2：9）。

表 1　材料来源［牛扁亚属种类按 Tamura（1995）系统排列，乌头亚属种类按王文采（1979）系统排列］

Table 1　Origin of seed materials for SEM observation［species in *Aconitum* subgen. *Lycoctonum* are arranged following Tamura（1995）, and those in *Aconitum* subgen. *Aconitum* are arranged following Wang（1979）］

分类群 Taxon	凭证标本 Voucher	采集地点 Locality	图 Figure
Subgen. *Lycoctonum*			
Sect. *Alatospermum*			
A. novoluridum	Q. E. Yang & Q. Yuan 512（PE）	Nyingchi, Xizang	图 1：1；图 8：1
Sect. *Lycoctonum*			
Ser. *Micrantha*			
A. brevicalcaratum var. *brevicalcaratum*	Q. E. Yang 8845（KUN）	Heqing, Yunnan	图 1：2
A. brevicalcaratum var. *parviflorum*	Q. E. Yang 8848（KUN）	Lijiang, Yunnan	图 1：3；图 8：2
	Q. E. Yang 8936（KUN）	Lijiang, Yunnan	图 1：4
Ser. *Scaposa*			
A. crassiflorum	Q. E. Yang 93018（KUN）	Muli, Sichuan	图 1：5
	K. M. Feng 2461（PE）	Zhongdian, Yunnan	图 8：3
A. rilongense	Y. Luo 399（PE）	Xiaojin, Sichuan	图 1：6
A. scaposum	K. T. Fu 6095（PE）	Lueyang, Shaanxi	图 1：7
Ser. *Volubilia*			
A. alboviolaceum	J. H. Huang s. n.（PE）	Baihuashan, Beijing	图 1：8
A. longecassidatum	Q. Gao & Y. Luo 97（PE）	Qingdao, Shandong	图 1：9
A. finetianum	L. D. Duan & Q. Lin 0172（PE）	Hengyang, Hunan	图 1：10
Ser. *Lycoctonia*			
A. monticola	Q. Gao 117（PE）	Gongliu, Xinjiang	图 2：1
	Q. Gao 126（PE）	Xinyuan, Xinjiang	图 2：2
A. shennongjiaense	Q. Gao & Y. S. Chen 62（PE）	Shennongjia, Hubei	图 2：3
A. sinomontanum	C. Y. Yang & Z. G. Li 36251（PE）	Xiaowutai Shan, Hebei	图 2：4
A. angustius	Q. Gao 208（PE）	Wufeng, Hubei	图 2：5；图 8：4
A. umbrosum	Q. Gao 149（PE）	Changbai, Jilin	图 2：6
Ser. *Longicassidata*			
A. barbatum var. *barbatum*	Q. Gao & Y. S. Chen 88（PE）	Yuncheng, Shanxi	图 2：7
	P. Y. Fu *et al.* 1236（PE）	Ningan, Helongjiang	图 2：8
A. barbatum var. *puberulum*	Y. N. Fan s. n.（PE）	Baihuashan, Beijing	图 2：9
Subgen. *Aconitum*			
Sect. *Aconitum*			
Ser. *Tangutica*			
A. tanguticum	T. N. Liou & P. C. Tsoog 986（PE）	Taibai Shan, Shaanxi	图 3：1
	Q. E. Yang 8916（KUN）	Dêqên, Yunnan	图 3：2；图 8：5
Ser. *Rotundifolia*			
A. iochanicum	Y. P. Chang 0658（KUN）	Luquan, Yunnan	图 3：3；图 8：6
A. pulchellum	Q. E. Yang 8926（KUN）	Dêqên, Yunnan	图 3：4
Ser. *Bullatifolia*			
A. nagarum var. *nagarum*	Q. E. Yang 93048（KUN）	Yunlong, Yunnan	图 3：5；图 8：7
	J. Chen 163（PE）	Baoshan, Yunnan	图 3：6
A. nagarum var. *heterotrichum*	X. Gong 8935（KUN）	Dali, Yunnan	图 3：7
A. hicksii	K. C. Hsia & T. K. Mi 413（PE）	Cona, Xizang	图 3：8
Ser. *Brunnea*			
A. brunneum	T. P. Wang 7648（PE）	Minxian, Gansu	图 3：9

（**continued**）

续表1 Table 1 continued

分类群 Taxon	凭证标本 Voucher	采集地点 Locality	图 Figure
Ser. *Stylosa*			
A. bulleyanum	Q. E. Yang 8843(KUN)	Heqing, Yunnan	图4: 1
A. spathulatum	Q. E. Yang 8842(KUN)	Heqing, Yunnan	图4: 2
A. geniculatum	Z. W. Li 1026(KUN)	Huize, Yunnan	图4: 3
	C. R. Yang s. n. (PE)	Dongchuan, Yunnan	图4: 4
A. georgei	Q. E. Yang 8934(KUN)	Lijiang, Yunnan	图4: 5
A. franchetii	K. C. Kuan & W. T. Wang 2919(PE)	Baoxing, Sichuan	图4: 6
A. forrestii	Q. E. Yang 8846(KUN)	Lijiang, Yunnan	图4: 7
A. stylosum	D. J. Yu 22846(KUN)	Dêqên, Yunnan	图4: 8; 图8: 8
A. tatsienense	H. L. Tsiang 36932(PE)	Kangding, Sichuan	图4: 9
A. souliei	Q. E. Yang 8924(KUN)	Dêqên, Yunnan	图4: 10
A. rockii	Q. E. Yang 8906(KUN)	Zhongdian, Yunnan	图4: 11
A. fengii	Q. E. Yang 8913(KUN)	Zhongdian, Yunnan	图4: 12
A. contortum	Q. E. Yang 8837(KUN)	Dali, Yunnan	图4: 13; 图8: 9
A. transsectum	Q. E. Yang 8931(KUN)	Lijiang, Yunnan	图4: 14
Ser. *Racemulosa*			
A. racemulosum var. *grandibracteolatum*	G. H. Yang 57459(PE)	Emei Shan, Sichuan	图5: 1
A. rhombifolium	H. B. Mou 91-10-4(PE)	Pengzhou, Sichuan	图5: 2
Ser. *Volubilia*			
A. hemsleyanum	Q. E. Yang 8922(KUN)	Dêqên, Yunnan	图5: 3
	Q. E. Yang 8942(KUN)	Dali, Yunnan	图8: 10
	H. J. Li 6606(PE)	Hefeng, Hubei	图5: 4
A. tsaii	Q. E. Yang 8941(KUN)	Fugong, Yunnan	图5: 5
A. vilmorinianum	Q. E. Yang 8826(KUN)	Kunming, Yunnan	图5: 6
A. stapfianum	Q. E. Yang 8836(KUN)	Dali, Yunnan	图5: 7; 图8: 11
	Q. E. Yang 8847(KUN)	Lijiang, Yunnan	图5: 8
A. campylorrhychum	Y. F. Liang et al. 84-86(PE)	Yanyuan, Sichuan	图5: 9
A. cannabifolium	B. A. Shen 428(PE)	Qianshan, Anhui	图5: 10
A. henryi	Z. H. Wu 88-659(PE)	Taibai Shan, Shaanxi	图5: 11
A. volubile	Z. Wang & Y. X. Liou 1425(PE)	Benxi, Liaoning	图5: 12
Ser. *Inflata*			
A. carmichaeli	Q. E. Yang 8828(KUN)	Dali, Yunnan	图6: 1; 图8: 12
	Q. L. Chen *et al.* 2047(PE)	Xingshan, Hubei	图6: 2
A. kusnezoffii	S. Zhou s. n. (KUN)	Laihaila Shan, Nei Mongol	图6: 3
A. macrorhynchum	H. W. Kung 2362(PE)	Jiaohe, Jilin	图6: 4
Ser. *Ambigua*			
A. piepunense var. *pilosum*	Q. E. Yang 8910(KUN)	Zhongdian, Yunnan	图6: 5; 图8: 13
A. delavayi	Q. E. Yang 8831(KUN)	Dali, Yunnan	图6: 6
A. kongboense	L. Dong *et al.* s. n. (KUN)	Maizhokunggar, Xizang	图6: 7
A. liljestrandii	Sichuan Veg. Exped. 9951(PE)	Jinchuan, Sichuan	图6: 8
Ser. *Grandituberosa*			
A. karakolium	D. Y. Tan A002(PE)	Tian Shan, Xinjiang	图6: 9
A. nemorum	Q. R. Wang 4119(PE)	Heqing, Yunnan	图6: 10
Ser. *Brachypoda*			
A. brachypodum	S. Z. Yang s. n. (KUN)	Qiaojia, Yunnan	图7: 1; 图8: 14
A. flavum	Y. W. Tsui 1284(PE)	Hohhot, Nei Mongol	图7: 2
	K. M. Liou 7130(PE)	Menyuan, Qinghai	图7: 3
A. pendulum	Q. E. Yang 8910(KUN)	Zhongdian, Yunnan	图7: 4; 图8: 15
	Q. E. Yang 2433(KUN)	Zhongdian, Yunnan	图7: 5
	K. S. Hao 1223(PE)	Xining, Qinghai	图7: 6
A. ludlowii	Qinghai-Xizang Exped. 74-2052(PE)	Gyangtse, Xizang	图7: 7
A. coreanum	T. N. Liou *et al.* 4962(PE)	Chengde, Hebei	图7: 8
A. anthoroideum	Anonymous 2406(PE)	Altai, Xinjiang	图7: 9
Subgen. *Gymnaconitum*			
A. gymnandrum	X. Y. Wei s. n. (KUN)	Without precise locality, Qinghai	图7: 10; 图8: 16
	T. P. Wang 6129(PE)	Tongren, Qinghai	图7: 11

2.2.2　乌头亚属

所观察的种子大致可分为 4 个类型：

第 1 类：种子具 3 条纵棱，沿棱生有狭翅，其他部分平滑，没有任何突起。仅发现甘青乌头［*Aconitum tanguticum*（Maxim.）Stapf］的种子（图 3：1，2）属于这一类型。

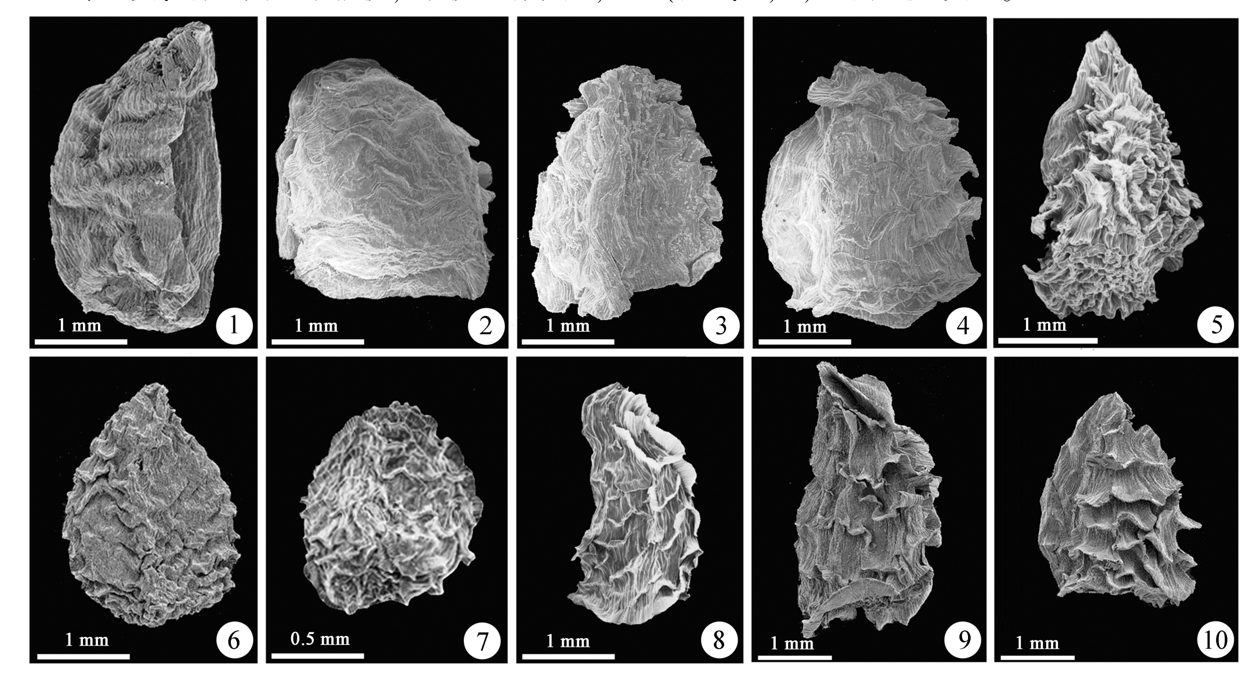


图 1　乌头属植物种子形态　1. 展喙乌头；2. 短距乌头；3，4. 无距乌头；5. 粗花乌头；6. 邛崃山乌头；7. 花葶乌头；8. 两色乌头；9. 高帽乌头；10. 赣皖乌头

Fig. 1　Seed morphology of *Aconitum*　1. *A. novoluridum*；2. *A. brevicalcaratum* var. *brevicalcaratum*；3，4. *A. brevicalcaratum* var. *parviflorum*；5. *A. crassiflorum*；6. *A. rilongense*；7. *A. scaposum*；8. *A. alboviolaceum*；9. *A. longecassidatum*；10. *A. finetianum*

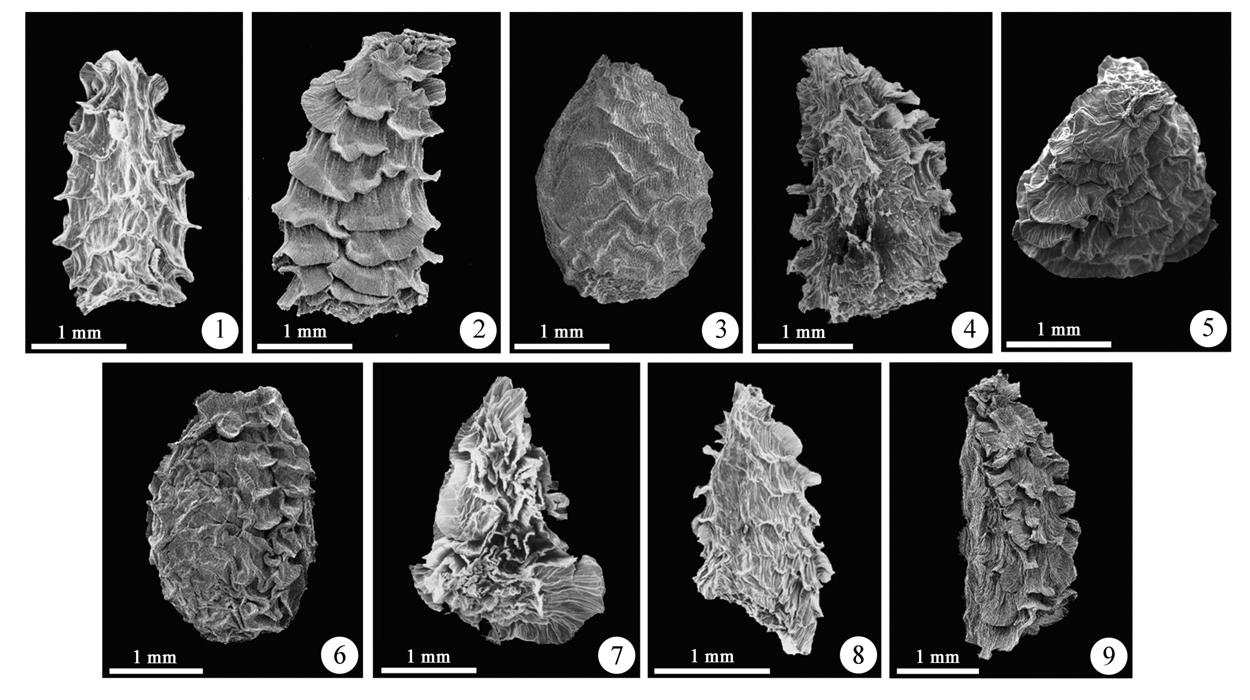


图 2　乌头属植物种子形态　1，2. 山地乌头；3. 神农架乌头；4. 高乌头；5. 狭盔高乌头；6. 草地乌头；7，8. 细叶黄乌头；9. 牛扁

Fig. 2　Seed morphology of *Aconitum*　1，2. *A. monticola*；3. *A. shennongjiaense*；4. *A. sinomontanum*；5. *A. angustius*；6. *A. umbrosum*；7，8. *A. barbatum* var. *barbatum*；9. *A. barbatum* var. *puberulum*

第2类：种子具3条纵棱，沿棱没有明显的翅，种子表面基本平滑。种子属于这一类型的种类包括：同戛乌头（*Aconitum hicksii* Lauener）（图3：8）、褐紫乌头（*A. brunneum* Hand. -Mazz.）（图3：9）、短柄乌头（*A. brachypodum* Diels）（图7：1）、伏毛铁棒锤（*A. flavum* Hand. -Mazz.）

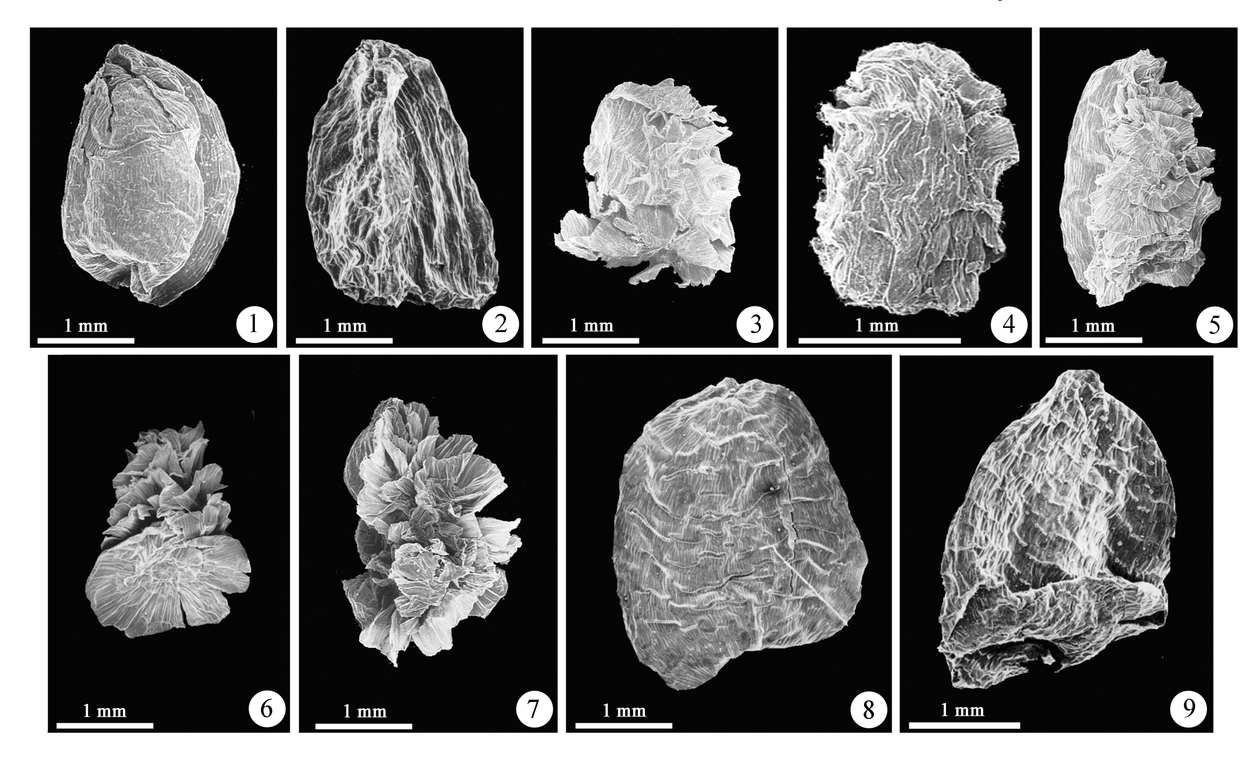


图3　乌头属植物种子形态　1，2. 甘青乌头；3. 滇北乌头；4. 美丽乌头；5，6. 保山乌头；7. 小白撑；8. 同戛乌头；9. 褐紫乌头

Fig. 3　Seed morphology of *Aconitum*　1，2. *A. tanguticum*；3. *A. iochanicum*；4. *A. pulchellum*；5，6. *A. nagarum* var. *nagarum*；7. *A. nagarum* var. *heterotrichum*；8. *A. hicksii*；9. *A. brunneum*

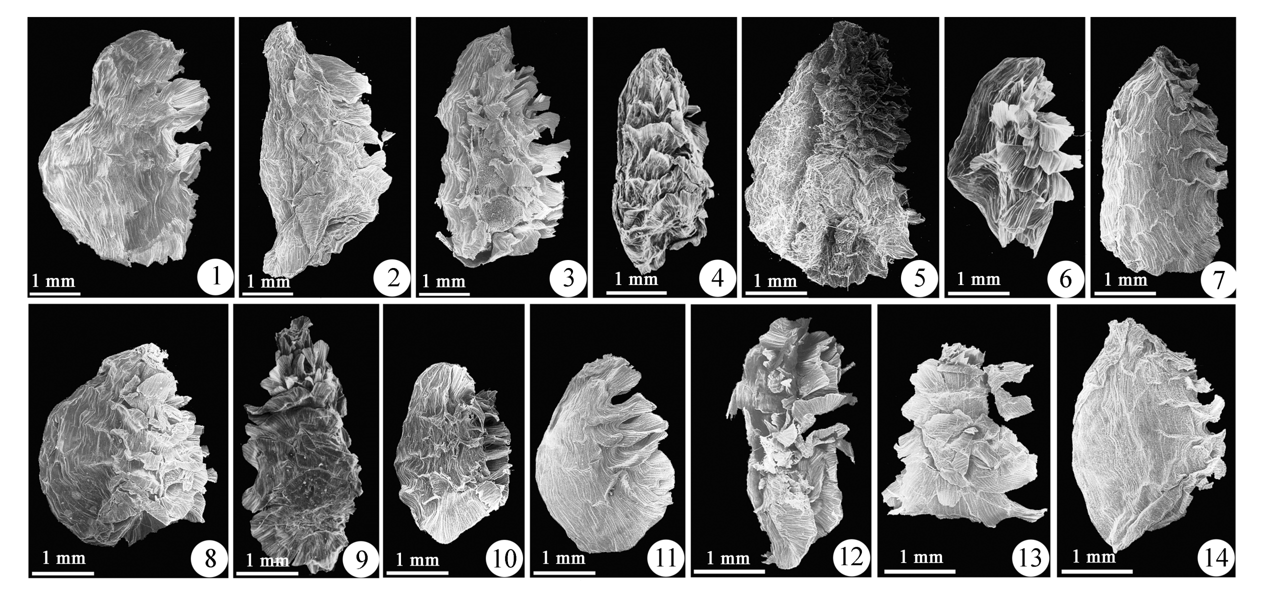


图4　乌头属植物种子形态　1. 滇西乌头；2. 匙苞乌头；3，4. 膝瓣乌头；5. 长喙乌头；6. 大渡乌头；7. 丽江乌头；8. 显柱乌头；9. 康定乌头；10. 茨开乌头；11. 拟康定乌头；12. 冯氏乌头；13. 苍山乌头；14. 直缘乌头

Fig. 4　Seed morphology of *Aconitum*　1. *A. bulleyanum*；2. *A. spathulatum*；3，4. *A. geniculatum*；5. *A. georgei*；6. *A. franchetii*；7. *A. forrestii*；8. *A. stylosum*；9. *A. tatsienense*；10. *A. souliei*；11. *A. rockii*；12. *A. fengii*；13. *A. contortum*；14. *A. transsectum*

（图7：2，3）、铁棒锤（*A. pendulum* Busch）（图7：4～6）、江孜乌头（*A. ludlowii* Exell）（图7：7）、黄花乌头（*A. coreanum* H. Lév.）（图7：8）、拟黄花乌头（*A. anthoroideum* DC.）（图7：9）。

第3类：种子具1条纵棱，沿棱没有明显的翅，但在与棱相对的一面具有横向鳞状翅。美丽乌头（*Aconitum pulchellum* Hand.-Mazz.）（图3：4）的种子属于这一类型。

第4类：种子具1条纵棱，沿棱无翅，在与纵棱相对的一面具有较宽的横膜翅。种子属于这一类型的种类有：滇北乌头（*Aconitum iochanicum* Ulbr.）（图3：3）、保山乌头（*A. nagarum* Stapf var. *nagarum*）（图3：5，6）、小白撑（*A. nagarum* var. *heterotrichum* Fletcher & Lauener）（图3：7）、滇西乌头（*A. bulleyanum* Diels）（图4：1）、匙苞乌头（*A. spathulatum* W. T. Wang）（图4：2）、膝瓣乌头（*A. geniculatum* Fletcher & Lauener）（图4：3，4）、长喙乌头（*A. georgei* Comber）（图4：5）、大渡乌头（*A. franchetii* Finet & Gagnep）（图4：6）、丽江乌头（*A. forrestii* Stapf）（图4：7）、显柱乌头（*A. stylosum* Stapf）（图4：8）、康定乌头（*A. tatsienense* Finet & Gagnep.）（图4：9）、茨开乌头（*A. souliei* Finet & Gagnep.）（图4：10）、拟康定乌头（*A. rockii* Fletcher & Lauener）（图4：11）、冯氏乌头（*A. fengii* W. T. Wang）（图4：12）、苍山乌头（*A. contortum* Finet & Gagnep.）（图4：13）、直缘乌头（*A. transsectum* Diels）（图4：14）、巨苞岩乌头（*A. racemulosum* Franch. var. *grandibracteolatum* W. T. Wang）（图5：1）、菱叶乌头（*A. rhombifolium* Chen）（图5：2）、瓜叶乌头（*A. hemsleyanum* Pritz.）（图5：3，4）、碧江乌头（*A. tsaii* W. T. Wang）（图5：5）、黄草乌（*A. vilmorinianum* Kom.）（图5：6）、玉龙乌头（*A. stapfianum* Hand.-Mazz.）（图5：7，8）、弯喙乌头（*A. campylorrhychum* Hand.-Mazz.）（图5：9）、大麻叶乌头（*A. cannabifolium* Franch. ex Finet & Gagnep.）（图5：10）、川鄂乌头（*A. henryi* Pritz.）（图5：11）、蔓乌头（*A. volubile* Pall. ex Koelle）（图5：12）、乌头（*A. carmichaeli* Debx.）（图6：1，2）、北乌头（*A. kusnezoffii* Rchb.）（图6：3）、细叶乌头（*A. macrorhynchum*

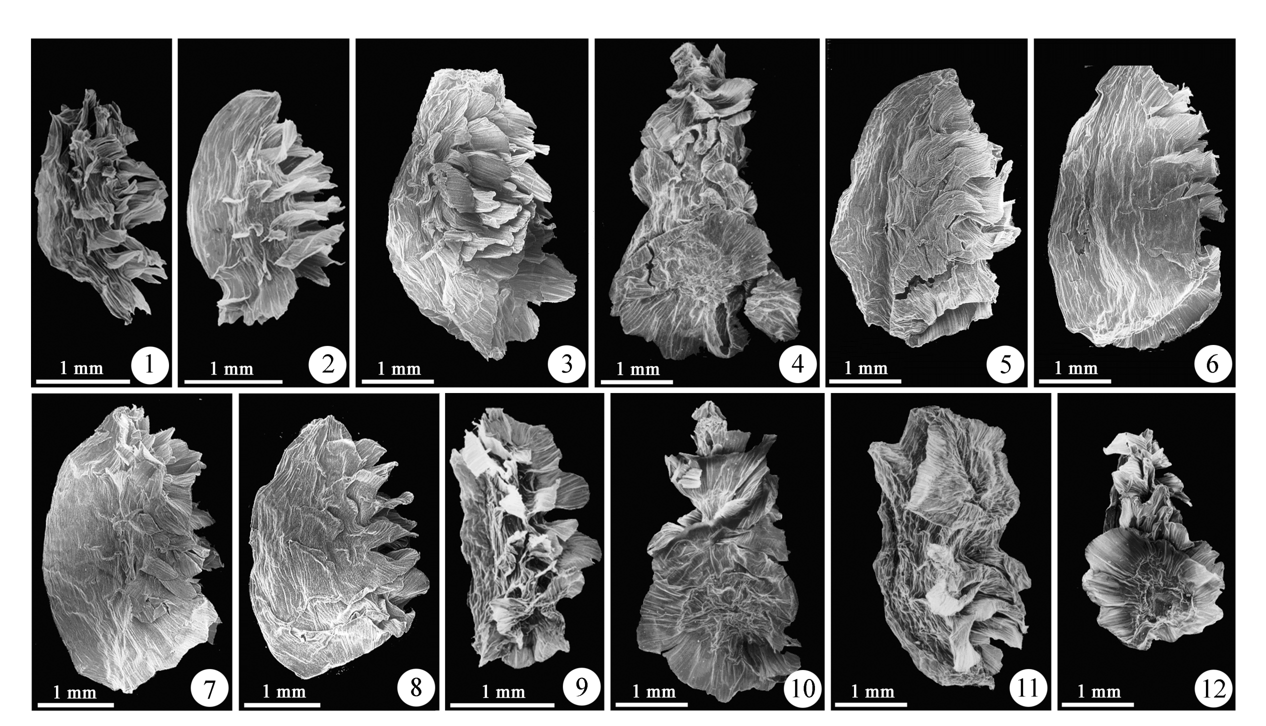


图5　乌头属植物种子形态　1. 巨苞岩乌头；2. 菱叶乌头；3，4. 瓜叶乌头；5. 碧江乌头；6. 黄草乌；7，8. 玉龙乌头；9. 弯喙乌头；10. 大麻叶乌头；11. 川鄂乌头；12. 蔓乌头

Fig. 5　Seed morphology of *Aconitum*　1. *A. racemulosum* var. *grandibracteolatum*; 2. *A. rhombifolium*; 3，4. *A. hemsleyanum*; 5. *A. tsaii*; 6. *A. vilmorinianum*; 7，8. *A. stapfianum*; 9. *A. campylorrhynchum*; 10. *A. cannabifolium*; 11. *A. henryi*; 12. *A. volubile*

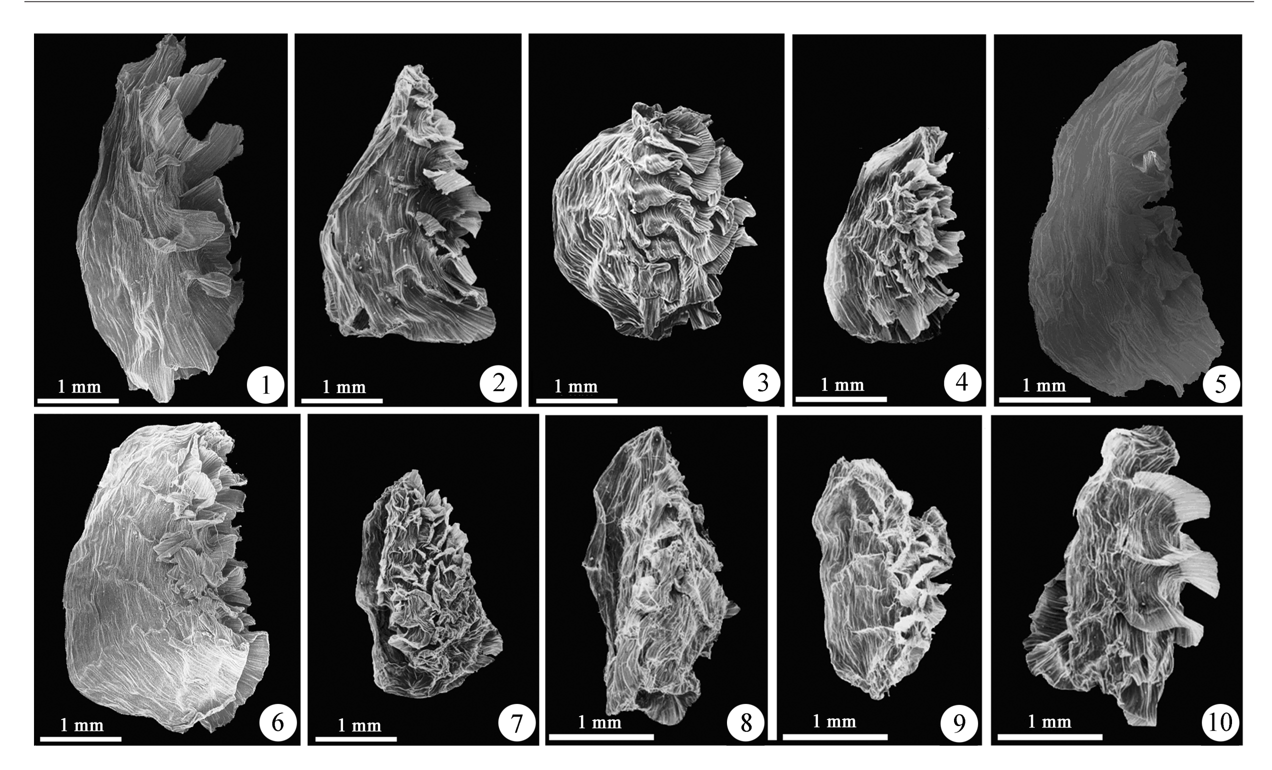


图6 乌头属植物种子形态 1，2. 乌头；3. 北乌头；4. 细叶乌头；5. 疏毛中甸乌头；6. 紫乌头；
7. 工布乌头；8. 贡嘎乌头；9. 多根乌头；10. 林地乌头

Fig. 6 Seed morphology of *Aconitum* 1，2. *A. carmichaeli*；3. *A. kusnezoffii*；4. *A. macrorhynchum*；5. *A. piepunense* var. *pilosum*；
6. *A. delavayi*；7. *A. kongboense*；8. *A. liljestrandii*；9. *A. karakolicum*；10. *A. nemorum*

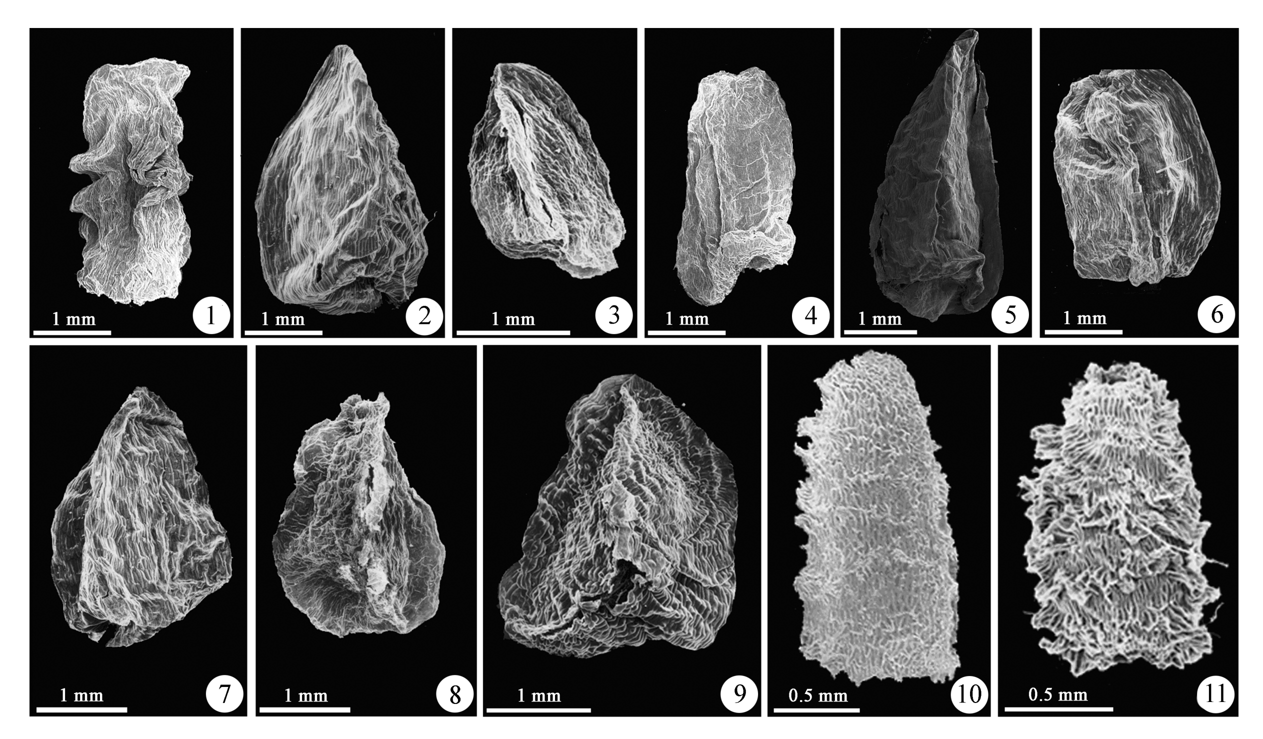


图7 乌头属植物种子形态 1. 短柄乌头；2，3. 伏毛乌头；4～6. 铁棒锤；7. 江孜乌头；
8. 黄花乌头；9. 拟黄花乌头；10，11. 露蕊乌头

Fig. 7 Seed morphology of *Aconitum* 1. *A. brachypodum*；2，3. *A. flavum*；4–6. *A. pendulum*；7. *A. ludlowii*；
8. *A. coreanum*；9. *A. anthoroideum*；10，11. *A. gymnandrum*

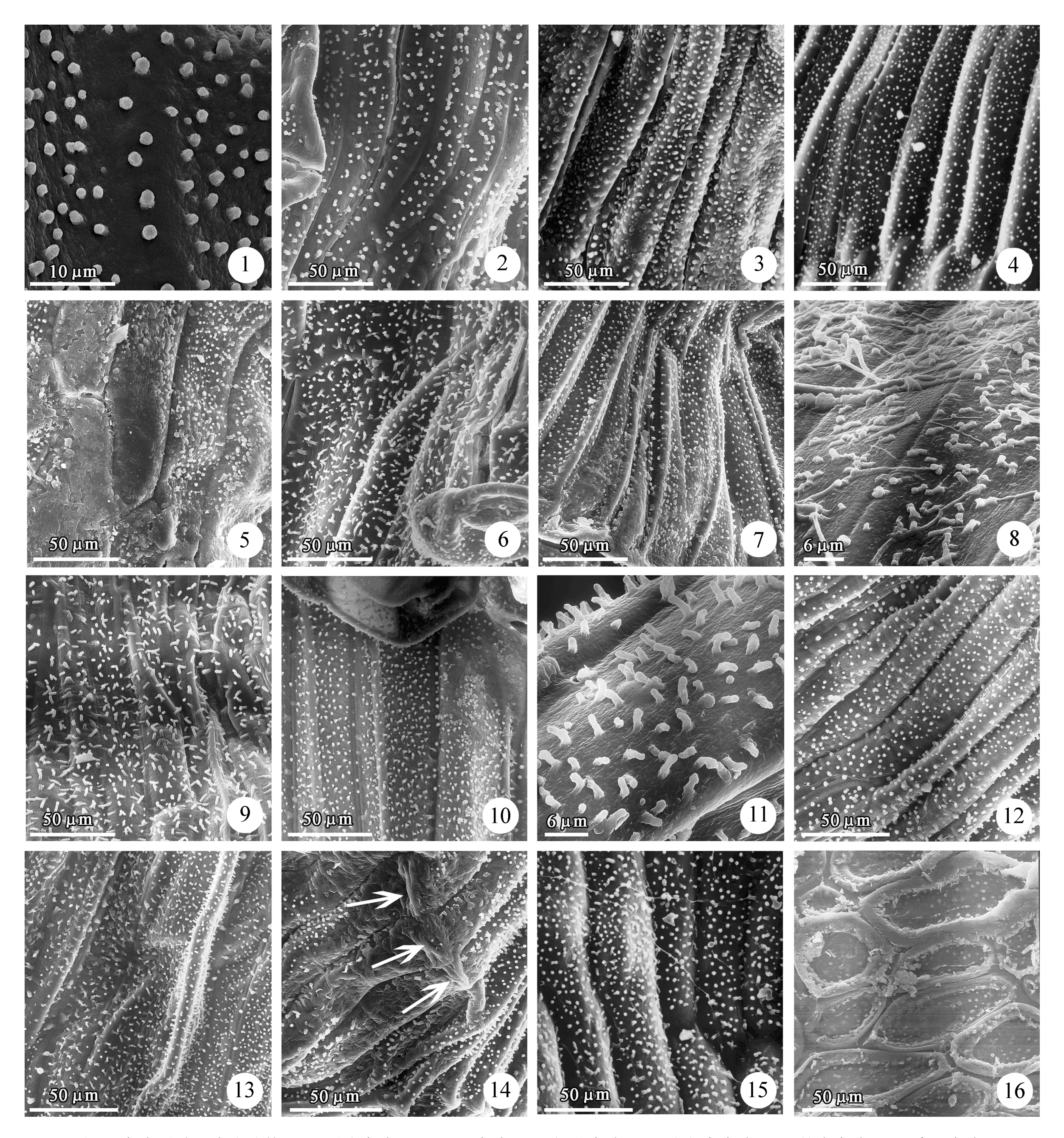


图 8　乌头属种子表皮纹饰　1. 展喙乌头；2. 无距乌头；3. 粗花乌头；4. 狭盔高乌头；5. 甘青乌头；6. 滇北乌头；7. 保山乌头；8. 显柱乌头；9. 苍山乌头；10. 瓜叶乌头；11. 玉龙乌头；12. 乌头；13. 疏毛中甸乌头；14. 短柄乌头（箭头示表皮细胞表面突起）；15. 铁棒锤；16. 露蕊乌头

Fig. 8　Seed coat ornamentation of *Aconitum*　1. *A. novoluridum*; 2. *A. brevicalcaratum* var. *parviflorum*; 3. *A. crassiflorum*; 4. *A. angustius*; 5. *A. tanguticum*; 6. *A. iochanicum*; 7. *A. nagarum* var. *nagarum*; 8. *A. stylosum*; 9. *A. contortum*; 10. *A. hemsleyanum*; 11. *A. stapfianum*; 12. *A. carmichaeli*; 13. *A. piepunense* var. *pilosum*; 14. *A. brachypodum* (arrows indicate tubercles arranged transversely on the surface of epidermal cells); 15. *A. pendulum*; 16. *A. gymnandrum*

Turcz. ex Ledeb.）（图 6：4）、疏毛中甸乌头（*A. piepunense* Hand.-Mazz. var. *pilosum* Comber）（图 6：5）、紫乌头（*A. delavayi* Franch.）（图 6：6）、工布乌头（*A. kongboense* Lauener）（图 6：7）、贡嘎乌头（*A. liljestrandii* Hand.-Mazz.）（图 6：8）、多根乌头（*A. karakolium* Rapaics）（图 6：9）、林地乌头（*A. nemorum* Popov）（图 6：10）。

2.2.3　露蕊乌头亚属　该亚属的唯一种露蕊乌

头的种子沿一面有很窄的横向膜翅，最显著特征是种子表面具网状凹陷，表皮细胞圆形或椭圆形（图7：10，11）。

3 讨论

3.1 种子形态在乌头属亚属水平上的分化及其分类和系统学意义

乌头属3个亚属在种子形态上有较大的区别。牛扁亚属植物种子的横膜翅一般较狭窄，鳞状（squmate），甚至没有横膜翅（如展喙乌头）。虽然乌头亚属中少数种类（即种子形态属于第1～3类的种类）也无横膜翅或只具有较狭的鳞状翅，但其中大部分种类（即种子形态属于第4类的种类）均具有较宽的横膜翅。露蕊乌头亚属在种子形态上更是明显不同于牛扁亚属和乌头亚属。该亚属的唯一代表种即露蕊乌头的种子表面具网状凹陷，表皮细胞圆形或椭圆形。

在乌头属3个亚属中，一般认为具多年生根状茎的牛扁亚属最为原始（王文采，1979；Tamura，1995）。本文结果支持这一观点。该亚属植物的种子一般具有较狭窄的横向鳞状膜翅，展喙乌头甚至没有横膜翅，应当代表较为原始的种子形态类型。乌头亚属中一些较为原始的种类如甘青乌头和美丽乌头的种子形态也属于相对简单的类型，但绝大多数种类的种子具有发达的横膜翅，应当代表较进化的类型（关于短柄乌头系种子形态的讨论见3.3）。露蕊乌头为一年生直立草本，仅产于青藏高原及其外围地区（西藏、四川西部、青海、甘肃南部），通常生长于房前屋后或青稞地等较为次生的环境中，表明露蕊乌头亚属可能是乌头属中最为特化的类群，其种子表面较为复杂的网状凹陷也应当代表一个特化性状。

3.2 种子形态在牛扁亚属中的分化及其分类和系统学意义

牛扁亚属约有40种，分为4组，即展喙乌头组（sect. *Alatospermum* Tamura）、sect. *Galeata* Rapaics（我国不产）、独花乌头组（sect. *Fletcherum* Tamura）和牛扁组（sect. *Lycoctonum* DC.），其中前3组均为单型组，各只含1种，第4组种类较多（约40余种），分为9系，我国有5系（Tamura，1995）。本文观察的种类属于展喙乌头组和牛扁组。

Tamura（1995）认为展喙乌头组是整个乌头属中最原始的类群。细胞学研究表明展喙乌头的核型对称性程度在乌头属中最高，从细胞学角度上证明了展喙乌头组的原始性（袁琼，2006）。本文的观察结果表明展喙乌头的种子具有3条纵棱，没有横膜翅，结构比较简单，应当属于较原始的类型，因此种子形态也表明展喙乌头组是乌头属中的原始类群。展喙乌头为东喜马拉雅地区特有种，分布于尼泊尔、印度北部和中国西藏东南部。牛扁亚属另外两个外部形态上也相当原始的种即 *Aconitum moschatum*（Brühl ex Duthie）Stapf（产克什米尔）和独花乌头（*A. fletcheranum* G. Tayl.）（产东喜马拉雅）也分布于喜马拉雅地区。如果展喙乌头确实代表整个乌头属中最原始的类型，则我们似可初步推测喜马拉雅地区有可能是乌头属的起源地。当然这需要更多的证据支持，因为原始类型中心也可能只是保存中心（“博物馆”）而并非起源中心；特别是当我们考虑到这些较原始的种类在外部形态上彼此显得相当孤立，不形成Takhtajan（1969）所谓的演化系列（evolutionary series），Lauener和Tamura（1978）、Tamura和Lauener（1979）以及Tamura（1995）将它们分别处理为上面提及的3个独立的单型组，我们感到下结论时更应当十分审慎。

本文观察的牛扁组植物的种子形态比较一致，均可归为同一类型，不同系之间在种子形态上没有明显的分化。

3.3 种子形态在乌头亚属中的分化及其分类和系统学意义

乌头亚属是乌头属中分布最广、种类最多、形态变化最为复杂的一个类群，进行亚属下的进一步划分极为困难（Tamura，1995）。王文采（1979）将我国乌头亚属植物分为2组，即多果乌头组（sect. *Sinaconitum* W. T. Wang）和乌头组（sect. *Aconitum*）；其中多果乌头组仅包括多果乌头（*Aconitum polycarpum* C. C. Chang ex W. T. Wang），后一组分为11系，即甘青乌头系（ser. *Tangutica* W. T. Wang）、圆叶乌头系（ser. *Rotundifolia* Steinb.）、保山乌头系（ser. *Bullatifolia* W. T. Wang）、褐紫乌头系（ser. *Brunnea* W. T. Wang）、显柱乌头系（ser. *Stylosa* W. T. Wang）、

岩乌头系（ser. *Racemulosa* W. T. Wang）、蔓乌头系（ser. *Volubilia* Steinb.）、乌头系（ser. *Inflata* Steinb.）、兴安乌头系（ser. *Ambigua* Steinb.）、准噶尔乌头系（ser. *Grandituberosa* Steinb.）和短柄乌头系（ser. *Brachypoda* W. T. Wang）。Tamura（1995）将全世界乌头亚属植物分为5组，即sect. *Sinaconitum* W. T. Wang、sect. *Napellus*（Wolf）DC.、sect. *Catenata* Steinb. ex Tamura、sect. *Austrokoreensia* Nakai 和 sect. *Aconitum*，组下未再进行系的划分。Tamura 的 sect. *Sinaconitum* 概念与王文采（1979）明显不同，除包括该组的模式多果乌头外，还包括王文采的甘青乌头系、圆叶乌头系、保山乌头系和褐紫乌头系，sect. *Napellus* 大致相当于王文采的短柄乌头系，sect. *Catenata* 大致相当于王文采的准噶尔乌头系，sect. *Austrokoreensia* 仅包括南朝鲜特有的 *A. austrokoreense* Koidz. 1种，sect. *Aconitum* 包括王文采的显柱乌头系、岩乌头系、蔓乌头系、乌头系和兴安乌头系。

本文的结果对我国乌头亚属的进一步划分提供了一些有用的信息。

（1）甘青乌头的种子形态较为特殊而且比较简单，种子具3个纵向狭翅，其他部分均较平滑。根据王文采（1979）的意见，甘青乌头与产于四川、西藏的螺瓣乌头（*A. spiripetalum* Hand. -Mazz.）共同组成甘青乌头系。螺瓣乌头与甘青乌头在体态上极为相似，只是前者花瓣上部螺旋状弯曲不同。因此这个系可能是较为自然的，在系统位置上显得孤立而且可能较为原始。值得注意的是 Kadota（2001）认为甘青乌头系与牛扁亚属的独花乌头组具有叶基生、花葶明显等特征而应建立一个新亚属即唐古特乌头亚属［subgen. *Tangutica*（W. T. Wang）Kadota］。染色体证据（杨亲二，2001）和分子系统学证据（Luo 等，2005）均表明甘青乌头属于乌头亚属，不支持这一新亚属的建立。独花乌头的种子形态尚未见报道，所以目前还不了解独花乌头组与甘青乌头系在种子形态上是否存在区别。

（2）短柄乌头系是乌头亚属中外部形态相当特殊的一群植物：茎直立；基生叶通常不存在，中部以上叶较多而密集，有短柄或近无柄，叶片掌状全裂，一回裂片细裂；上萼片船状盔形、船形或镰刀形，花瓣的瓣片不膨大，有短距。本文观察的6种短柄乌头系植物的种子都属于同一类型，表明该系可能确实比较自然。特别值得注意的是保山乌头系的同戛乌头和褐紫乌头系的褐紫乌头的种子也与短柄乌头系植物的种子属于同一类型。根据罗艳和杨亲二（2005）的观点，保山乌头系的会理乌头（*A. huiliense* Hand. -Mazz.）和雷波乌头（*A. pseudohuiliense* C. C. Chang ex W. T. Wang）应转移至短柄乌头系，可见保山乌头系可能确实不是一个自然的类群，同戛乌头可能也应转移至短柄乌头系。褐紫乌头系包括4种（王文采，1979，1982），其中的褐紫乌头和小花乌头（*A. pseudobrunneum* W. T. Wang）形态极为相似，与另两种即腋花乌头（*A. sinoaxillare* W. T. Wang）和米林乌头（*A. milinense* W. T. Wang）在形态上区别较大。褐紫乌头和小花乌头的叶掌状深裂，在茎上近等距离着生，茎下部叶具长柄，花较小，与短柄乌头系的植物易于区别。褐紫乌头和短柄乌头系的种子属于同一类型，这是否表明褐紫乌头系与短柄乌头系具有较近的亲缘关系或者只是趋同进化的结果，值得进一步研究。

短柄乌头系植物的种子具3条纵棱，其他部分比较平滑，因此形态显得比较简单。王文采（1979）认为这个系是乌头亚属中较为进化的类群，我们认为应该重新考虑这一观点。这个系在我国约产12种（王文采，1979；罗艳和杨亲二，2005），彼此在形态上较相近，它们的叶大多细裂，且通常集中于中部，似乎显得较为进化，但它们在花的形状和构造上并不表现出显著的进化特征，相反还表现得较为原始（花盔较低矮，镰刀状或盔状；花瓣的距通常较短）。十分值得注意的是，短柄乌头种子表面具有一些突起，这些突起横向几乎连成一体（图8：14）。乌头属中上述第4类种子的横向膜翅是否就由这类构造发展而来，值得进一步研究。

（3）美丽乌头属于圆叶乌头系，其种子具狭的横向膜翅，显得比上述短柄乌头的种子形态复杂。美丽乌头分布于滇西北、川西南、藏东南地区，通常生长于海拔4 000 m以上的高山草甸，可能属于高山特化类群。王文采（1979）将滇北乌头也置于圆叶乌头系，但其种子具较宽的横向膜翅，与美丽乌头的种子有较大不同，我

们认为将它们置于同一系中是不适宜的。这个种与属于显柱乌头系的茨开乌头在形态上较为相近，二者的种子形态也属于同一类型。

保山乌头系的保山乌头及其变种小白撑、显柱乌头系、岩乌头系、蔓乌头系、乌头系、兴安乌头系、准噶尔乌头系植物在种子形态上没有明显区别。这是否表明这些类群亲缘关系较近或者其中存在趋同进化，值得进一步研究。

致谢 中国科学院华南植物园任琛博士和硕士研究生洪宇帮助制图。

〔参 考 文 献〕

高乞，2009. 中国毛茛科乌头属牛扁亚属的分类修订（博士学位）［D］. 北京：中国科学院植物研究所

王文采，1979. 乌头属［A］. 见：中国植物志［M］. 北京：科学出版社，**27**：113—326

袁琼，2006. 横断山区的翠雀属植物：分类学和细胞学（博士学位）［D］. 北京：中国科学院植物研究所

Cappeletti E, Poldini L, 1984. Seed morphology in some European aconites (*Aconitum*, Ranunculaceae) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **145**: 193—201

Davis PH, Heywood VH, 1963. *Principles of Angiosperm Taxonomy* [M]. Edinburgh & London: Oliver & Boyd

Kadota Y, 2001. Systematic studies of Asian *Aconitum* (Ranunculaceae) VIII. Subgenus *Tangutica*, the fourth new subgenus of the genus *Aconitum* and a new species belonging to the subgenus *Tangutica* [J]. *The Journal of Japanese Botany*, **76**: 183—192

Lauener L, Tamura M, 1978. A synopsis of *Aconitum* subgenus *Paraconitum*: I [J]. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh*, **37**: 113—124

Li LQ, Kadota Y, 2001. *Acontium* L. [A]. In: Wu ZY, Raven PH (eds.), *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Press, **6**: 149—222

Luo Y（罗艳）, Yang QE（杨亲二）, 2005. Taxonomic revision of *Aconitum* (Ranunculaceae) from Sichuan, China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报）, **43**: 289—386

Luo Y, Zhang FM, Yang QE, 2005. Phylogeny of *Aconitum* subgenus *Aconitum* (Ranunculaceae) inferred from ITS sequences [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **252**: 11—25

Molero J, Puig MA, 1990. Seed morphology of Iberian species of the genus *Aconitum* L. [J]. *Collectanea Botanica (Barcelona)*, **19**: 111—127

Seitz W, 1969. Die Taxonomie der *Aconitum napellus*-Gruppe in Europa [J]. *Feddes Repertorium*, **80**: 1—76

Takhtajan A, 1969. *Flowering Plants: Origin and Dispersal* [M]. Washington: Smithsonian Institution Press

Tamura M, 1995. *Aconitum* L. [A]. In: Hiepko P (ed.), *Die Natürlichen Pflanzenfamilien, Aufl. II.* [M]. Berlin: Duncker und Humblot, **17a** (4): 274—291

Tamura M, Lauener L, 1979. A synopsis of *Aconitum* subgenus *Lycoctonum*: II [J]. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh*, **37**: 431—466

Wang WT（王文采）, 1982. Notulae de Ranunculaceis sinensibus (IV) [J]. *Bulletin of Botanical Laboratory of North-Eastern Forestry Institute*（东北林学院植物研究室会刊）, **8** (8): 15—37

Yang QE（杨亲二）, 1999. Taxonomic notes on some species of *Aconitum* L. (Ranumculaceae) from Yunnan, China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报）, **37**: 545—590

Yang QE（杨亲二）, 2001. Cytology of 12 species in *Aconitum* L. and of 18 species in *Delphinium* L. of the tribe Delphineae (Ranunculaceae) from China [J]. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报）, **39**: 502—514